

金缕梅类科的系统发育分析*

路安民 李建强** 徐克学

(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室, 北京 100093)

A PHYLOGENETIC ANALYSIS OF FAMILIES IN THE HAMAMELIDAE

LU AN-MING LI JIAN-QIANG XU KE-XUE

(Laboratory of Systematic & Evolutionary Botany, & Herbarium, Institute of Botany,

Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

Summary A cladistic analysis of the families in the Hamamelidae is made in the present paper. As a monophyletic group, the subclass Hamamelidae includes 19 families, namely, the Trochodendraceae, Tetracentraceae, Cercidiphyllaceae, Eupteleaceae, Eucommiaceae, Hamamelidaceae (incl. Rhodoleiaceae and Altingiaceae), Platanaceae, Daphniphyllaceae, Balanopaceae, Didymelaceae, Myrothamnaceae, Buxaceae, Simmondsiaceae, Casuarinaceae, Fagaceae (incl. Nothofagaceae), Betulaceae, Myricaceae, Rhoipteleaceae and Juglandaceae. The Magnoliaceae was selected for outgroup comparison after careful consideration. Thirty-two informative character states were used in this study. Three principles, namely, outgroup comparison, fossil evidence and generally accepted viewpoints of morphological evolution, were used for polarization of the characters. An incompatible number concept was first introduced to evaluate the reliable degree of polarization of the characters and, by this method, the polarization of the three character states was corrected.

A data matrix was constructed by the 19 ingroup families and 32 character states. The data matrix was analysed with the Minimal Parallel Evolutionary Method, Maximal Same Step Method (Xu 1989), and Synthetic Method. Three cladograms were constructed and a parsimonious cladogram (Length = 131) was used as the base for discussing the systematic relationships of families in the Hamamelidae.

According to the cladogram, the earliest group differentiated in the subclass Hamamelidae consists of two vesselless wood families, the Trochodendraceae and Tetracentraceae. This result supports the concept proposed by Takhtajan (1987) and Cronquist (1981, 1988) that the

* 国家自然科学基金资助项目。

** 现在工作单位: 湖北大学生物学系, 武昌430062。

1990.11.28 收稿。

Trochodendrales is probably a primitive taxon in the Hamamelidae.

As in a clade group, the Cercidiphyllaceae, Eucommiaceae, Balanopaceae and Didymelaceae originated apparently later than the Trochodendrales. The Cercidiphyllaceae diverged earlier in this group, which implies that this family and the Trochodendrales form a primitive group in the subclass. The Cercidiphyllaceae is either placed in Hamamelidales (Cronquist 1981, Thorne 1983), or treated as an independent order (Takhtajan 1987). This analysis suggests that the Cercidiphyllaceae is a relatively isolated taxon, far from the Hamamelidaceae but close to the Trochodendrales in relation. The Eucommiaceae and Didymelaceae are both isolated families and considered as two distinct orders (Takhtajan 1987, Cronquist 1981, 1988). The Balanopaceae is included in the Fagales (Cronquist 1981, 1988) or Pittosporales (Thorne 1983), or treated as a distinct order Balanopales (Takhtajan 1987). Obviously the Balanopaceae and Eucommiaceae are not closely related because of the sole synapomorphy (placentation). In fact these four families are more or less isolated taxa and it is probably more reasonable to treat them as independent orders.

Cronquist (1981, 1988) places the Eupteleaceae, Platanaceae and Myrothamnaceae in the Hamamelidales, while Takhtajan (1987) puts Hamamelidaceae and Platanaceae into the Hamamelidales and treats the Eupteleaceae and Myrothamnaceae as two independent monofamilial orders. These three families are grouped by more synapomorphies (palmate-veined, serrate or lobate leaves, deciduous and anemophilous plants) which may indicate their close phylogenetical affinity.

A core group of the Hamamelidae includes ten families, among which the Hamamelidaceae originated earlier than the others, so that it is a relatively primitive family.

The Betulaceae, Fagaceae and Myricaceae differentiated later than the Hamamelidaceae. The former two are very closely related, and thus thought to be two neighbouring orders by Takhtajan (1987) or included in the Fagales by Cronquist (1981, 1988) and Thorne (1983). The Myricaceae and Fagaceae are connected in the cladogram by only a single synapomorphy (endosperm absent), and therefore the close relationship does not exist between them.

The Buxaceae, Simmondsiaceae and Daphniphyllaceae form an advanced group, in which they are weakly linked with each other by only one synapomorphy (pollen grains $< 25\mu\text{m}$). The Daphniphyllaceae is closely related to the Simmondsiaceae, but the Buxaceae is rather isolated.

The Rhoipteleaceae and Juglandaceae share a number of synapomorphies (axile placentation, endosperm absent, embryo larger, fruit indehiscent), forming a highly specialized group. The opinion that the Juglandales is composed of the Juglandaceae and Rhoipteleaceae (Cronquist 1981, 1988, Lu et Zhang 1990) is confirmed by this analysis. A contrary point of view, which treated them as two distinct orders by Takhtajan (1987), apparently could not be accepted.

The Casuarinaceae was regarded as the primitive angiosperm (Engler 1893), but in fact it is a highly reduced and specialized group. It is united with Rhoipteleaceae and Juglandaceae by four synapomorphies, i.e. placentation type, endosperm absent, embryo large and fruit indehiscent. However, the family presents six autapomorphies, and thus the position of the Casuarinaceae as an advanced family is confirmed by this analysis.

Finally a strict consensus tree, which represents the phylogenetic relationships of the families in the Hamamelidae, was given as a result of the analysis.

Key words Hamamelidae; Phylogeny; Cladistic analysis

摘要 本文运用分支分类的方法对金缕梅类进行了系统发育的分析。金缕梅类作为单元发生群包括下列 19 科: 昆栏树科、水青树科、连香树科、领春木科、杜仲科、金缕梅科、悬铃木科、交让木科、假槲树科、双颊果科、折扇叶科、黄杨科、西蒙得木科、木麻黄科、山毛榉科、桦木科、杨梅科、马尾树科和胡桃科。木兰科在分析中被选择作为外群类。在对大量性状进行评估之后, 选择了 32 对性状作为建立数据矩阵的基本资料。性状极化主要以外类群比较、化石证据和通行的形态演化规律为依据。首次引入了不合谐数的概念来检测性状极化结果的正确程度, 并对少数不合谐数较大的性状的极性进行了调整。采用最大同步法、最小平行进化法和综合分析法进行运算, 按照最简约的原则, 选出演化长度最短的谱系分支图, 作为本文讨论的基础, 并在此基础上, 探讨了金缕梅类科的系统关系。

关键词 金缕梅类; 系统发育; 谱系分支分析

引 言

金缕梅类植物在传统的分类系统中, 常常被作为柔荑花序类(Amentiferae)的同意语(Stern 1973, Thorne 1973)。在早期的关于被子植物起源的两个经典的学派; 即所谓的真花学派和假花学派(或者称为毛茛派和柔荑派), 主要分歧是: 在现存的被子植物中, 多心皮类是原始的还是以具有柔荑花序、花常单性、极度减化的类群是原始的; 被子植物花的雄蕊和心皮是由叶性器官发育来的还是由枝性器官发育来的; 被子植物起源于同一裸子植物群还是不同的裸子植物群, 即它是单元发生还是二元或多元发生。因此, 对于金缕梅类植物的研究, 就成为世界植物学家关注的一个问题, 吸引着许多植物学家从各分支学科研究的兴趣。每 5 年一届的《金缕梅类的系统学与进化生物学》国际学术讨论会已进行了两届, 分别于 1982 年和 1988 年在美国和英国召开。正因为如此, 植物学的各分支学科已经为揭示该类植物分支关系积累了大量证据, 并分别对金缕梅类和金缕梅目进行了表征分类(phenetics)(Barabé 等 1982, 1987)和分支分类(Barabé 1984)。本文采取分支分类的方法, 结合我们研究中补充的新资料, 试图进一步揭示金缕梅类科的系统发育的关系。

金缕梅类的范畴

分支分类的最基本的原则之一是: 研究的分类群必须是一个单元发生群, 即它们都是从一个祖先而来的后代, 而不能有起源于其它祖先的后裔。因此, 金缕梅类的范畴——它应该包括哪些科? 就是本文应该首先回答的问题。

金缕梅亚纲 Hamamelidae 自 Takhtajan 1966 年建立以来,系统学家们对于它的概念和范畴一直存在着争议。一种观点认为金缕梅亚纲是单元发生的自然类群(Cronquist 1981, 1988, Takhtajan 1969, 1980);另一种观点则认为金缕梅亚纲是多元发生群,其中某些类群分别与锦葵超目 Malviflorae、蔷薇超目 Rosiflorae、芸香超目 Rutiflorae 和山茱萸超目 Corniflorae 在系统演化上有密切联系(Thorne 1983, Dahlgren 1983)。后者主要以近些年来在植物化学、血清学以及筛管分子质体等方面的研究成果为依据,因而具有一定的说服力。Takhtajan(1987)在最近修订出版的有花植物系统中,部分接受了 Thorne 和 Dahlgren 的观点,将荨麻目 Urticales 移到锦葵超目,将轻木目 Leitneriales 移到芸香超目。荨麻目和锦葵目的相似之处在于具初皮纤维、粘液细胞、雄蕊连合,其生长习性以及叶、花序、果实和种子的变化类型均与锦葵目接近而与金缕梅目较远(Endress 1970, Berg 1977)。筛管分子质体研究表明荨麻目代表一特化类群,和金缕梅亚纲以及锦葵超目均没有直接联系(Behnke 1989)。轻木目和芸香超目的亲缘关系表现在血清学上非常相似(Peterson & Fairbrother 1985)。杜仲目 Eucommiales 的系统位置是不确定的,Dahlgren (1983)根据其含有环烯醚萜类化合物,将它放在山茱萸超目 Corniflorae,新近的胚胎学资料支持将其仍保留在金缕梅亚纲(张芝玉等 1990)。假山毛榉属 Nothofagus 过去一直作为山毛榉科 Fagaceae 的成员,Nixon(1982)的研究表明它与桦木科 Betulaceae 的亲缘关系比起山毛榉科更为密切,支持成立假山毛榉科 Nothofagaceae (Jones 1986),但 Takhtajan (1987) 仍将 *Nothofagus* 放在山毛榉科。胡桃科 Juglandaceae、马尾树科 Rhoipteleaceae、杨梅科 Myricaceae 曾被放在芸香超目,交让木科 Daphniphyllaceae 被放在蔷薇超目的海桐花目 Pittosporales(Thorne 1983),最新的研究资料表明它们仍应保留在金缕梅亚纲(路安民,张志耘 1989, 1990)。黄杨科 Buxaceae 和西蒙得木科 Simmondsiaceae 曾被放在大戟目 Euphorbiales (Cronquist 1981, 1988),或分别放在海桐花目和大戟目(Thorne 1983),我们同意 G.Dahlgren (1989)和 Takhtajan (1987)的观点,仍将它们作为金缕梅亚纲的成员。金缕梅科已倾向于分成 2—3 个科,本文仍采用广义的金缕梅科的概念(潘开玉等 1990)。

根据上述分析,对于金缕梅类植物所包含的科的范畴,作者的观点接近 Takhtajan 于 1987 年所作的修订,只是在某些科的概念,如山毛榉科包括了 Nothofagaceae;金缕梅科包括了 Rhodoleiaceae 和 Altingiaceae 不同于 Takhtajan 所采取的概念,因此,本文的分析包括下列 19 个科:昆栏树科、水青树科、连香树科、领春木科、杜仲科、金缕梅科、悬铃木科、交让木科、假榉树科 Balanopaceae、双颊果科 Didymelaceae、折扇叶科 Myrothamnaceae、黄杨科、西蒙得木科、木麻黄科 Casuarinaceae、山毛榉科、桦木科、杨梅科、马尾树科和胡桃科。

这一类群存在着许多共同的重要性状:(1)无苜基异喹啉生物碱,具前花青苷;(2)存在木薄壁细胞;(3)S 型筛分子质体(除黄杨科外);(4)厚珠心,腺质绒毡层,蓇型胚囊等,这些可看作是由共同祖先所保留的近祖共性。

外类群选择

金缕梅类植物保留了许多原始的性状:某些科植物无导管而仅具管胞、雄蕊多数、心

皮离生、柱头下延和蓇葖果,其中昆栏树科和水青树科过去曾被放在木兰目(Bentham & Hooker 1867, Maximowicz 1872, Buchheim 1964, Hutchinson 1967)。现代大多数植物系统学家都同意将昆栏树科和水青树科放在金缕梅亚纲(或超目),较一致的观点认为昆栏树科和水青树科是联系木兰亚纲 Magnoliidae 和金缕梅亚纲的中间类群。木兰亚纲中木兰科 Magnoliaceae 和林仙科 Winteraceae 与金缕梅亚纲关系最密切。林仙科因无导管和离生心皮,曾被看作是现存最原始的被子植物(Takhtajan 1980*, Cronquist 1981, 1988),显然它和昆栏树科和水青树科是十分相似的,但其花粉具孔,节具 3 叶隙,化石出现较晚(花粉化石出现在上白垩纪晚期,大化石出现在新生代渐新世),表明它们不可能是最原始的被子植物。木兰科虽然具导管,但它在生活习性、生殖习性、花粉形态、花部特征等方面保留了大量的原始性状(常绿,具托叶,节为多叶隙,木材具同型射线和异型射线,两性花,花被片、雄蕊、心皮均螺旋状排列,心皮离生且不完全愈合,蓇葖果,木化石出现在上白垩纪晚期),比林仙科更接近于金缕梅类的一些原始类群,因此本分析选择了木兰科作为金缕梅类的外类群。

性状状态的分布及其分析

本文选用的 32 个性状,主要根据 Cronquist (1981)、Dahlgren (1975) 和 Davis (1966) 的有关资料,同时也参考了近年来发表的有关金缕梅亚纲研究的新资料(Behnke 1989, Cheng et al. 1990, Dahlgren 1981, Endress 1977, 1989a, 1989b, 1989c, Giannasi 1986, Peterson et al. 1979, Zhou et al. 1990, 路安民和张志耘 1990 等)。为使性状更具代表性,选择性状时将那些普遍存在(或缺如)于该亚纲,而只有一个科不存在(或存在)的性状给予排除,例如筛管分子质体,仅黄杨科为 P 型,其它 18 科为 S 型。另一些性状仅在少数科有研究资料,或绝大多数科虽有研究资料,但资料反映出性状在科间具强的镶嵌性,给性状的极化造成困难,故未将这类性状用于谱系分支分析,如胚胎学和染色体性状。

所有的性状都是二歧的,即具祖征和衍征两种状态。祖征编号为 0,衍征编号为 1,如衍征包含有不同的状态,可以连续编码 2。如性状 26,边缘胎座为 0,中轴胎座为 1,侧膜胎座等为 2。如某科某一性状同时含有祖征和衍征两种状态,选用的是祖征状态,如金缕梅科每室胚珠数目有些属为 1—2 枚应作为衍征,但在另一些属为胚珠多数,因此金缕梅科在胚珠数目性状上得分为 0,代表了祖征状态。

性状的极性绝大多数是通过外类群比较确定的。个别性状按照外类群比较明显背离了形态演化原则,在这种情况下,外类群比较原则让位于形态演化原则。如外类群木兰科具导管,按照外类群比较,无导管便成为衍征状态,这显然与公认的导管分子演化方向相悖。

环烯醚萜类化合物(1)

在被子植物中环烯醚萜类化合物通常存在于管花类群(Wettstein 概念)。金缕梅亚纲中仅金缕梅科(枫香属 *Liquidambar*、蕈树属 *Altingia*、半枫荷属 *Semiliquidambar*)、交让木科和杜仲科含有环烯醚萜类化合物。外类群木兰科以及大多数离瓣花类群都不含这

* Takhtajan 1987 年将林仙目 Winterales 排在木兰目 Magnoliales 后。

类化合物,因此不含此类化合物为祖征状态。

导管(2)

按照木材分子演化的观点,认为植物木质部中只具管胞的类群是原始的,因为在维管植物中,绝大多数裸子植物和蕨类植物均无导管而为管胞,而被子植物中只有极少数的科无导管,它们通常被认为是原始的类群。Young(1981)对迄今发现的 11 个无导管的被子植物属进行了分析,认为它们是由于幼态成熟而产生的,应看作是一种次生性状,不赞成将无导管的被子植物都看作原始的类群。这种观点遭到了批评(Cronquist 1988)。金缕梅亚纲中仅昆栏树科和水青树科木质部无导管,它们被认为是该亚纲中的原始类群(Endress 1989c)。木兰科具导管,但木兰目的林仙科无导管。在该性状上,我们偏离了外类群比较原则,采用目前通行的观点,将木质部无导管作为祖征状态。

导管穿孔(3)

木兰科既具梯状穿孔板导管又具单穿孔板导管。在金缕梅亚纲中,连香树科、领春木科、金缕梅科、交让木科、双颊果科、折扇叶科、黄杨科和马尾树科具梯状穿孔板导管,仅西蒙得木科和杜仲科具单穿孔板导管。其余各科同时具梯状穿孔和单穿孔板导管。在该性状上,具梯状穿孔板导管为祖征,单穿孔板导管为衍征。

叶序(4,5)

木兰科具互生叶,因此互生叶是祖征状态,对生叶和轮生叶为衍征。在金缕梅亚纲中,仅折扇叶科和西蒙得木科具对生叶;连香树科、金缕梅科、交让木科、黄杨科、山毛榉科和胡桃科既有互生叶又有对生叶或轮生叶;木麻黄科叶退化成鳞片状,成轮状排列;昆栏树科、水青树科、马尾树科等均为互生叶。

叶形和叶脉(6,7,8)

古植物学资料已经证实原始被子植物的叶是单叶、全缘、羽状的网状脉,它们出现在早阿尔拜(Pre-Albian)时期,而羽状分裂、羽状复叶、掌状脉和掌状分裂(如悬铃木类化石)类型的叶出现在阿尔拜时期。金缕梅亚纲中仅马尾树科和胡桃科具羽状复叶,它们被认为是特化的类群;仅交让木科、双颊果科、西蒙得木科具全缘叶,大多数科叶缘具齿或分裂;只有水青树科、连香树科、悬铃木科和折扇叶科具掌状脉。木兰科具单叶、羽状脉和全缘叶(仅 *Liriodendron* 叶分裂),因而单叶、羽状脉,全缘叶应看作祖征状态。

托叶(9)

木兰科具托叶,因此具托叶是祖征。在金缕梅亚纲中,叶具托叶的科有水青树科、连香树科、金缕梅科、悬铃木科、假榉树科、折扇叶科、山毛榉科、桦木科和杨梅科。

习性(10)

被子植物起源于热带而逐步向亚热带和温带地区扩散的观点(Axelrod 1959)现在已为大多数植物学家所接受。一般认为植物具常绿叶是对湿热的气候条件以及连续生长特点的适应,而落叶的习性是由常绿的习性演变形成的(Cronquist 1988, Takhtajan 1980)。金缕梅亚纲中近半数的科具常绿叶(昆栏树科等 9 科)。木兰科具常绿和落叶两种习性。根据大多数学者接受的性状演化原则,确定常绿叶为祖征状态。

生殖习性(11,12,13)

在金缕梅亚纲中,水青树科、领春木科、金缕梅科、悬铃木科、黄杨科等 12 科为雌雄同

株(包括单性花和杂性花);水青树科、昆栏树科、领春木科、金缕梅科、黄杨科等 7 科中具两性花;花单生仅出现在连香树科、杜仲科和假槲树科。外类群木兰科花单生、雌雄同株、两性花(单性花仅出现在 *Kmeria* 属),故花单生、雌雄同株和两性花分别为祖征状态。

花被(14, 15)

外类群比较确定花被演化的方向是由 2— n 轮 $\rightarrow$ 1 轮 $\rightarrow$ 无花被,但性状的不合谐数值表明,单轮花被是祖征状态,并分别朝着 2— n 轮和无花被两个方向演化。金缕梅亚纲中,水青树科、黄杨科、马尾树科和胡桃科具单轮花被;仅金缕梅科、悬铃木科、山毛榉科、桦木科的一部分具 2— n 轮花被,绝大多数科的花被退化,但有的具苞片(连香树科)或鳞片(昆栏树科)。

花粉(16, 17)

花粉萌发孔类型在金缕梅亚纲中变化很大,有 3—5—7—多沟、3(4)孔沟和 2—7—多孔等不同类型。其中 3 沟花粉常被认为是原始的(Endress 1989c)。水青树科、昆栏树科、连香树科和双颊果科仅具 3 沟花粉;领春木科、金缕梅科、假槲树科、山毛榉科除具 3 沟花粉外,还具其它类型花粉;杜仲科、悬铃木科、交让木科、黄杨科、西蒙得木科、木麻黄科、桦木科、马尾树科和胡桃科的花粉萌发孔为孔沟或孔类型。花粉的大小以其径平均值(极轴长+赤道轴长/2)小于 $25\mu\text{m}$ 为小型花粉,在 $25\text{—}50\mu\text{m}$ 间则为大型花粉。外类群木兰科具大型花粉,萌发孔为单沟(槽),因此小型花粉、萌发孔为孔沟或孔类型是衍征。

药隔(18)

连香树科、领春木科、杜仲科、金缕梅科、悬铃木科和折扇叶科植物花药的药隔伸出;而昆栏树科、水青树科等 13 科药隔不伸出。木兰科药隔伸出,所以药隔不伸出是衍征。

雄蕊数目(19, 20)

木兰科雄蕊多数(10 枚以上),所以雄蕊少数(10 枚以下)为衍征状态。在金缕梅亚纲中,水青树科、双颊果科、杨梅科和木麻黄科雄蕊数目在 5—1 枚之间;马尾树科、折扇叶科和悬铃木科的雄蕊数目在 9—6 枚之间;其余 12 科雄蕊均在 10 枚以上。

雌蕊(21)

金缕梅亚纲中的水青树科、昆栏树科、连香树科、领春木科、杜仲科、悬铃木科和双颊果科具离生心皮雌蕊。木兰科具离生心皮雌蕊,所以合生心皮雌蕊为衍征。

子房位置(22)

在金缕梅亚纲中,子房的位置有子房上位、子房半下位和子房下位三种类型。子房下位仅出现在山毛榉科、桦木科、胡桃科以及金缕梅科的部分类群;子房半下位是一种过渡类型,仅见于金缕梅科;绝大多数科如水青树科等为子房上位。木兰科为子房上位,因此,子房半下位和子房下位是衍征。

胚珠(23)

金缕梅亚纲植物具 5 种类型的胚珠:倒生胚珠、横生胚珠、直生胚珠、下转胚珠(epotropous ovule)、上转胚珠(epitropous ovule)。悬铃木科、杨梅科和胡桃科具直生胚珠;双颊果科和木麻黄科具横生胚珠和上转胚珠;金缕梅科多为倒生胚珠,少数为直生胚珠;水青树科、昆栏树科等大多数科为倒生胚珠。木兰科具倒生胚珠,因此倒生胚珠是祖征。

柱头(24)

木兰科具柱头下延的类型,所以柱头顶生是衍征状态。金縷梅亚纲中的昆栏树科、水青树科等 9 科的柱头下延,而杜仲科、交让木科等为顶生柱头。

胚珠数目(25)

木兰科植物每个心皮胚珠数目为 2—多枚,因此胚珠多数(10 枚以上)是祖征状态。金縷梅亚纲中仅昆栏树科、连香树科、金縷梅科和折扇叶科具多数胚珠;水青树科、领春木科、杜仲科、交让木科、黄杨科、假槲树科、木麻黄科、山毛榉科和桦木科的胚珠数目在 2—10 枚之间;悬铃木科、双颊果科、西蒙得木科、黄杨科、马尾树科和胡桃科仅具一枚胚珠。

胎座(26)

金縷梅亚纲植物具三种胎座类型:边缘胎座、中轴胎座和侧膜胎座,有时少数胚珠仅着生于合生心皮不完全分隔的顶端或基部。昆栏树科、水青树科、连香树科、领春木科和双颊果科具边缘胎座;金縷梅科、交让木科、折扇叶科、黄杨科、西蒙得木科、山毛榉科、桦木科具中轴胎座。木兰科具边缘胎座,所以边缘胎座为祖征状态。

胚乳(27, 28)

木兰科具细胞型胚乳而且种子中含胚乳,所以核型胚乳及种子中无胚乳为衍征状态。金縷梅亚纲中的昆栏树科、水青树科、连香树科、领春木科等具细胞型胚乳而且成熟的种子中含有胚乳;金縷梅科和黄杨科既有细胞型胚乳又有核型胚乳,它们的种子中也含胚乳;西蒙得木科、木麻黄科、山毛榉科、桦木科、杨梅科、马尾树科和胡桃科具核型胚乳,它们当中仅桦木科的种子具少量胚乳。

胚(29)

金縷梅亚纲中仅昆栏树科、水青树科、领春木科、交让木科和折扇叶科具小型胚,绝大多数科具大型胚。木兰科植物具小型胚,所以大型胚是衍征状态。

果实(30, 31)

金縷梅亚纲植物具 5 种类型的果实:蓇葖果、蒴果、翅果、核果和坚果,仅昆栏树科、水青树科和连香树科具蓇葖果。除蓇葖果外,果实开裂还出现在具蒴果的类群如金縷梅科、折扇叶科、黄杨科和西蒙得木科。木兰科具开裂的蓇葖果(仅 *Liriodendron* 具翅果),所以果实开裂和蓇葖果分别为祖征状态。

繁殖体的传播(32)

生物传播一般指依靠动物或人来传播果实或种子,仅见于交让木科、假槲树科、双颊果科和山毛榉科;非生物传播指依靠风力或水流来传播繁殖体,常见于金縷梅亚纲中的大多数科,如昆栏树科、水青树科、马尾树科;胡桃科兼具两种传播方式(Tiffney 1986)。木兰科植物为非生物传播繁殖体,所以生物传播繁殖体是衍征状态。

方 法

本文有关分支分类的定量分析采用了合谐分析运算,最小平行进化法、综合分析法和最大同步法。除最大同步法已正式发表(徐克学 1989)外,其它方法待发表(徐克学:数量分类学。科学出版社,待出版)。本分支分类的分析步骤如下:

首先根据外类群比较和植物形态演化的一般规律确定性状的演化次序(表 1),并对

性状状态按演化次序给予非负整数编码, 0 表示祖征性状状态。所有的性状进行编码之后作出原始数据矩阵(表 2)。

然后进行合谐分析运算, 计算性状与性状之间的不合谐数(Incompatible Number), 以符合 C_{ij} 表示性状 i 与性状 j 之间的不合谐数。以 C_i 表示性状 i 与其它所有 n 个性状不合谐数之和, 称为性状 i 的不合谐数, 即:

Table 1 Characters used in the cladistic analysis of Hamamelidae. The plesiomorphic state is placed first and the apomorphic second and third.

1. Iridoid compounds absent—present
2. Vessel absent—present
3. Vessel absent—vessel with scalariform perforation—plates—simple perforation—plates
4. Leaves alternate—verticillate
5. Leaves alternate—opposite
6. Leaves pinnately veined—palmately veined
7. Leaves entire—serrate or lobate
8. Leaves simple—compound
9. Stipules present—absent
10. Plants evergreen—deciduous
11. Plants monoecious—deciduous
12. Flowers solitary—in various inflorescences or clustered
13. Flowers perfect—unisexual
14. Perianth 1—whorled—2— n —whorled
15. Perianth 1—whorled—absent
16. Pollen tricolpate—tricolporate, multicolporate or multiporate
17. Pollen grains size $25-50\mu\text{m}$ — $<25\mu\text{m}$
18. Connectives prolonged—not prolonged
19. Stamens $10-\infty-6-9$
20. Stamens $10-\infty-5-1$
21. Carpels free—united
22. Ovary superious—semi—inferior or inferior
23. Ovules anatropous—orthotropous or hemitropous etc.
24. Stigma decurrent—apical
25. Ovules 10 or more per locule—10—2—1
26. Placentation marginal—axile—parietal, apical or basal
27. Endosperm copious—scanty
28. Endosperm present—absent
29. Embryo minute—large
30. Fruit a follicle—capsule, nut, drupe or samara
31. Fruit dehiscent—indehiscent
32. Fruit and seed dispersal abiotic—biotic

$$C_i = \sum_{k=1}^n C_{ik}$$

又以

$$C = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^n C_{ik}$$

表示不合谐系数的总和, 称为该数据矩阵的不合谐数。

Table 2 Data matrix. 0 = plesiomorphic, 1, 2 = apomorphic. The characters are listed in Table 1

Character	123...etc.
Trochodendraceae	0000001010010000110000000000000
Tetracentraceae	0000011001010000110100001000000
Cercidiphyllaceae	0110011001101010000000000010100
Eupteleaceae	01100010110100100000000010000110
Eucommiaceae	11200010111010110000000112001110
Hamamelidaceae	11100000000101000000100001101100
Platanaceae	01100110010111011010001012101110
Daphniphyllaceae	11100000101110011100100111000111
Balanopaceae	01100000001010100100100112101111
Didymelaceae	01101000101110101101001120011111
Myrothamnaceae	01100110011110100010100001000100
Buxaceae	01100000100100011100100011001100
Simmondsiaceae	01201000101110111100100121011100
Casuarinaceae	01110200100110110101101012011110
Fagaceae	01100010010110010100110111101110
Betulaceae	01100010010110010100110111101110
Myricaceae	01100010000100110110101122011110
Rhoipteleaceae	01100011110100010110100122011110
Juglandaceae	01100001110110010100111122011110

对于不合谐数较大的性状,说明该性状的演化关系与数据中多数性状的演化关系不协调,需要重新审查该性状的演化关系,选择能够使本性状不合谐数 C_i 和数据不合谐数 C 都取最小值的方案,修改性状的编码。

对不合谐数较大的性状都进行重新编码后,得到一组新的原始数据矩阵。最后在该矩阵的基础上,运用上述三种方法进行分支分析,并得出三种分支图。按照最简约的原则,选用演化长度最短的谱系分支图,作为本文分析的结果。

讨论和结论

采用最大同步法、最小平行进化法和综合分析法进行分析运算,得到了三个谱系分支图,其中由综合分析法得出的图长度值最小 ($\text{Length} = 131$),是比较理想的金缕梅亚纲的分支图 (Fig. 1),这是本文讨论的基础。

如图 1 (Tree 1) 所示,金缕梅亚纲最早分化的一支是木质部中不含导管的昆栏树科和水青树科,从而支持了 Takhtajan (1987)、Cronquist (1981, 1988) 提出的昆栏树目的概念以及由大多数植物学家所赞同的昆栏树目代表了金缕梅亚纲的原始类群的观点。

连香树科、杜仲科、假槲树科和双颊果科是继昆栏树目之后分化出来的一支,其中以连香树科分化较早,显示出它和昆栏树目一样,也是该亚纲中的古老类群。该科曾被放在金缕梅目 (Cronquist 1981, Thorne 1983),或作为单科目 (Takhtajan 1987)。本分析表明,连香树科是一个相对孤立的科,它与金缕梅科的关系较远。杜仲科和双颊果科通常被看作是孤立的类群,而作为单科目存在 (Takhtajan 1987, Cronquist 1981, 1988)。假槲树科曾放在山毛榉目 Fagales (Cronquist 1981, 1988) 或海桐花目 (Thorne 1983),或以单科目存在 (Takhtajan 1987)。分支图上显示出假槲树科和杜仲科的关系仅是以一个近裔衍征 (胎座

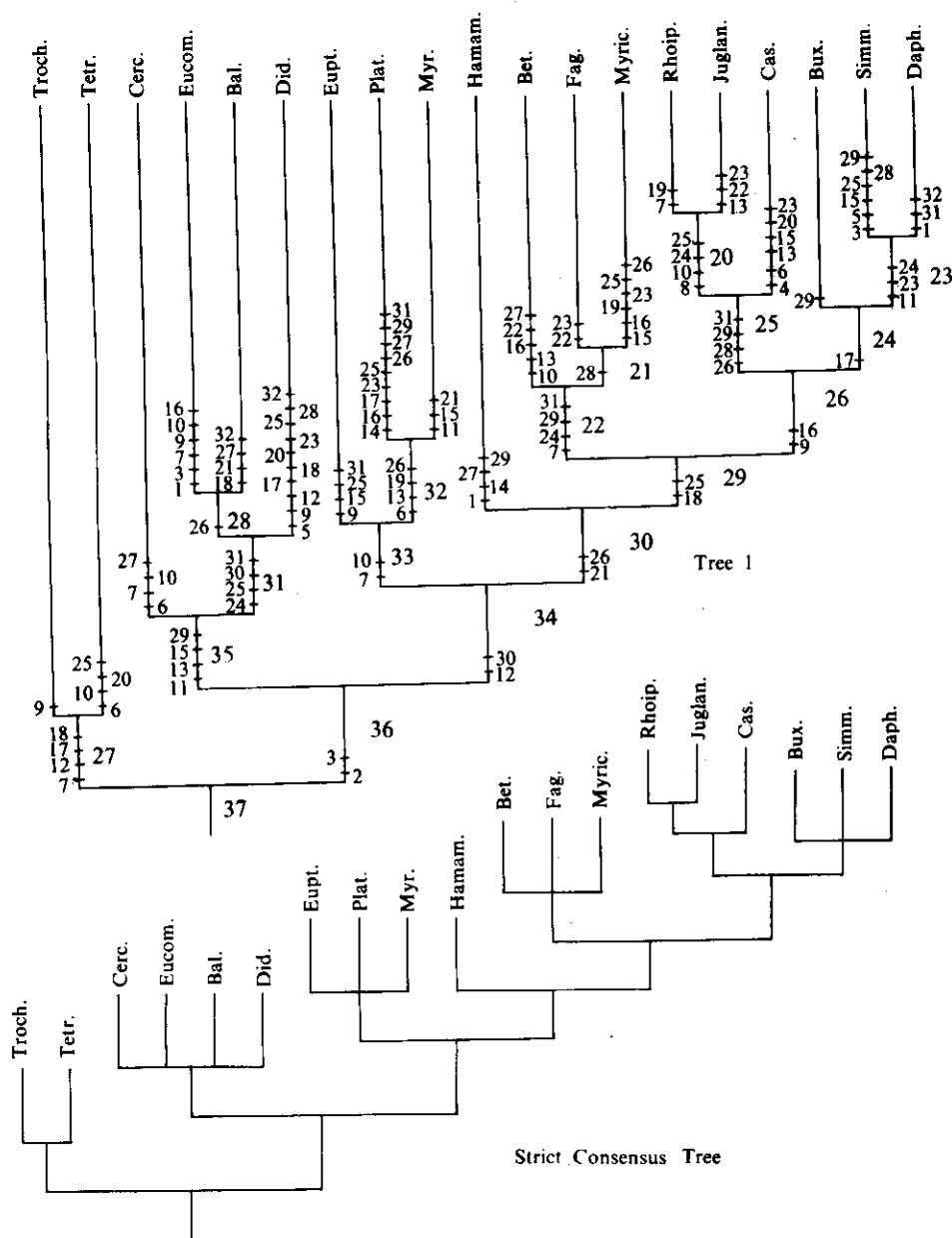


Fig. 1 The parsimonious cladogram (Tree 1) constructed based on the data matrix in Table 2, and the strict consensus tree for the cladogram. The numbers refer to the characters in Table 1. The abbreviation, Troch. = Trochodendraceae, Tetr. = Tetracentraceae, Cerc. = Cercidiphyllaceae, Eucom. = Eucommiaceae, Bal. = Balanopaceae, Did. = Didymelaceae, Eupt. = Eupteleaceae, Plat. = Platanaceae, Myr. = Myrothamnaceae, Hamam. = Hamamelidaceae, Bet. = Betulaceae, Fag. = Fagaceae, Myric. = Myricaceae, Rhoip. = Rhoipteleaceae, Juglan. = Juglandaceae, Cas. = Casuariaceae, Bux. = Buxaceae, Simm. = Simmondsiaceae, Daph. = Daphniphyllaceae.

类型)结合在一起的。实际上述 4 个科是相对孤立的类群,各自以单科目存在较为适宜。

领春木科、悬铃木科和折扇叶科曾被放在金缕梅目 (Cronquist 1981, 1988), 或金缕

梅科、悬铃木科组成金缕梅目, 领春木科和折扇叶科则各自以单科目存在 (Takhtajan 1987)。该群植物具较多的近裔衍征 (掌状脉、叶缘具齿或分裂、落叶、风媒花) 暗示出这三个科之间存在较近的亲缘关系。

以金缕梅科为代表的金缕梅亚纲的核心群共有 10 个科, 其中金缕梅科分化最早, 显然它是该群植物中的原始类群。

继金缕梅科之后分化出来的一支是桦木科、山毛榉科和杨梅科。一般认为桦木科和山毛榉科之间的亲缘关系较近, Takhtajan (1987) 曾将它们作为两个邻近的单科目, 而 Cronquist (1981, 1988) 和 Thorne (1983) 则将二者结合组成了山毛榉目。分支图上, 杨梅科与山毛榉科的结合仅仅只有种子无胚乳这一近裔衍征, 还不足以说明它们之间有很近的缘源。

黄杨科、西蒙得木科和交让木科是分化得较晚的一支, 它们是以花粉径平均值小于 $25\mu\text{m}$ 这唯一近裔衍征而结合的, 显然是弱的结合, 其中黄杨科相对是孤立的, 西蒙得木科与交让木科表现出有较密切的亲缘。

马尾树科和胡桃科也是分化较晚的一支, 其近裔衍征是: 中轴胎座、种子不含胚乳、大型胚、果实不开裂。一般认为马尾树科和胡桃科是金缕梅亚纲植物中演化程度较高的类群, 二者共同组成了胡桃目 (Cronquist 1981, 1988, 路安民、张志耘 1990), 本分析支持了这一观点, 而将它们各自建立不同的目 (Takhtajan 1987) 似乎是不可取的。

木麻黄科曾被作为非常原始的被子植物 (Engler 1893), 现代通行的观点认为木麻黄科是一个高度简化的类群, 它同马尾树科和胡桃科的结合是由 4 个共有衍征 (子房室不完全分隔或一室败育、1—2 枚胚珠附着于不完全的分隔顶端或一侧, 内胚乳缺如, 胚大型, 果实不开裂) 而联系的。显然, 它们具有较近的关系。但是, 木麻黄科出现 6 个自征 (autapomorphy), 它作为金缕梅类中较特化的类群得到本分析的支持。

根据上述讨论及参照三种方法作出的分支系统树, 我们提出了一个严格的一致性系统树 (Fig.1) 以表示金缕梅类科的系统关系。

参 考 文 献

- [1] 路安民, 1982: 论胡桃科植物的地理分布. 植物分类学报, 20(3): 257—274.
- [2] 路安民, 张志耘, 1990: 胡桃目的分化、进化和系统关系. 植物分类学报, 28(2): 96—102.
- [3] 潘开玉、路安民、温洁, 1990: 金缕梅科 (广义) 的叶表皮特征. 植物分类学报, 28(1): 10—26.
- [4] 徐克学, 1989: 分支分类的一种计算方法——最大同步法. 植物分类学报, 27(3): 232—239.
- [5] 张志耘、路安民, 1989: 论交让木科的系统位置. 植物分类学报, 27(1): 17—26.
- [6] 张芝玉、路安民、潘开玉、温洁, 1990: 杜仲科的胚胎学、解剖学及其系统关系. 植物分类学报, 28(6): 430—441.
- [7] Axelrod, D. I. 1966: Origin of deciduous and evergreen habits in temperate forests. *Evolution* 20: 1—15.
- [8] Barabé, D. 1984: Application du Cladisme à la Systématique des Angiospermes: cas des Hamamelidales. *Candollea* 39: 51—70.
- [9] Barabé, D., Bergeron, Y. & Gilles, A. 1982: Etude Quantitative de la Classification des Hamamelididae. *Taxon* 31(4): 619—645.
- [10] Barabé, D., Bergeron, Y. et Vincent, G. 1987: La repartition des caracteres dans la classification des Hamamelididae (Angiospermae). *Can. J. Bot.* 65: 1756—1767.
- [11] Behnke, H. D. 1989: Sieve-element plastids, phloem proteins, and the evolution of flowering plants. IV. Hamamelidae. In Crane, P. R. & Blackmore, S. (Eds.): *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, vol. I. Clarendon Press, Oxford. 105—128.

- [12] Bentham, G. and Hooker, J.D. 1862: *Genera Plantarum*. vol. 1 (3), London.
- [13] Berg, C.C. 1977: Urticales, their differentiation and systematic position. *Pl. Syst. Evol.* suppl. 1: 349—374.
- [14] Buchheim, G. 1964: In Engler's syllabus der Pflanzenfamilien. Band 2. Berlin.
- [15] Chen Zhi-duan, Lu An-ming & Pan Kai-yu, 1990: The embryology of the genus *Ostryopsis* (Betulaceae). *Cathaya* 2: 53—62.
- [16] Cronquist, A. 1981: An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York.
- [17] ———, 1983: Some realignments in the dicotyledons. *Nord. J. Bot.* 3: 75—83.
- [18] ———, 1988: The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. The New York Botanical Garden, New York.
- [19] Dahlgren, G. 1989: An updated angiosperm classification. *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 197—203.
- [20] Dahlgren, R. 1975: A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Notiser* 128: 119—147.
- [21] ———, 1980: A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91—124.
- [22] ———, 1983: General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3: 119—149.
- [23] Davis, G.L. 1966: *Systematic Embryology of the Angiosperms*. New York: J. Wiley.
- [24] Endress, P.K. 1977: Evolutionary trends in the Hamamelidales—Fagales group. *Pl. Syst. Evol.* suppl 1: 321—347.
- [25] ———, 1989a: Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae. In Crane, P.K. & Blackmore, S. (Eds.): *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. I. Clarendon Press, Oxford. 227—248.
- [26] ———, 1989b: The systematic position of the Myrothamnaceae. In Crane, P.R. & Blackmore, S. (Eds.): *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, vol. I. Clarendon Press, Oxford. 193—200.
- [27] ———, 1989c: Aspects of evolutionary differentiation of the Hamamelidaceae and the lower hamamelididae. *Pl. Syst. Evol.* 162: 193—211.
- [28] Engler, A. & Prantl, K. (Eds.), 1893: *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Teil. III, 1. Abteilung. Leipzig.
- [29] Giannasi, D.E. 1986: Phytochemical aspects of Phylogeny in Hamamelidae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 73(2): 417—437.
- [30] Hutchinson, J. 1967: *The Genera of flowering Plants*, Vol. 2. Dicotyledons, Oxford.
- [31] Jones, J.H. 1986: Evolution of the Fagaceae: the implications of foliar features. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 73(2): 228—275.
- [32] Maximowicz, C. 1872: Diagnoses breves Plantarum novarum Japoniae et Mandshuriae. *Bull. Acad. Imp. Sci. st. petersburg*, 17: 142—179.
- [33] Peterson, F. P. and Fairbrothers, D. E. 1979: Serological investigation of selected Amentiferous Taxa. *Syst. Bot.* 4: 233—241.
- [34] ———, 1985: A serotaxonomic appraisal of the "Amentiferae". *Bull. Torrey Bot. Club* 112: 43—52.
- [35] Stern, W.L. 1973: Development of the Amentiferous Concept. *Brittonia*, 25: 316—333.
- [36] Takhtajan, A. 1969: Flowering plants: Origin and dispersal. Transl. from the Russian by C. Jeffrey, Kew. Oliver & Boyd. Edinburgh.
- [37] ———, 1980: Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225—359.
- [38] ———, 1987: *Systema Magnoliophytorum*. Leninopoli, MCML XXXVII (in Russian).
- [39] Thorne, R. F. 1973(1974): The "Amentiferae" or Hamamelidae as an artificial group: a summary statement. *Brittonia*, 25: 395—405.
- [40] ———, 1983: Proposed new realignments in the angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85—117.
- [41] Tiffney, B.H. 1986: Fruit and seed dispersal and the evolution of the Hamamelidae. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 73: 394—416.
- [42] Young, D.A. 1981: Are the angiosperms primitively vesselless? *Syst. Bot.* 6: 313—330.